

# 宽叶泽苔草的花器官发生

陈丹 陈进明 王勇 王青锋\*

(武汉大学生命科学院植物系统学与进化生物学研究室 武汉 430072)

## Floral organogenesis of *Caldesia grandis* Samuel. (Alismataceae)

CHEN Dan CHEN Jin-Ming WANG Yong WANG Qing-Feng\*

(Laboratory of Plant Systematics and Evolutionary Biology, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

**Abstract** The floral organogenesis of *Caldesia grandis* Samuel. was observed under scanning electron microscope (SEM). The primordia of the floral appendage were arranged according to a trimerous plan and in acropetal succession. Three sepal primordia were first initiated in anti-clockwise direction spirally, and a whorl of three alternisepalous petal primordia arose nearly simultaneously after the initiation of sepal primordia. The petal and stamen primordia were initiated separately, and no petal-stamen complex was observed. The stamen and carpel primordia all arose in whorl. The first six stamens arose alternately with the petal primordia. There were six organogenetic sites alternating with, and above, the first six stamens. These sites might initiate either a stamen or a carpel primordium. The following whorls of carpel primordia arose above and alternately with the previous whorls, and six primordia were maintained in every whorl. The evolutionary significance of the spiral development of corolla and the phenomenon of stamens sharing one whorl with carpels are discussed.

**Key words** *Caldesia grandis*, floral primordium, development, Alismataceae.

**摘要** 通过扫描电镜观察了宽叶泽苔草 *Caldesia grandis* Samuel. 的花器官发生。宽叶泽苔草的萼片 3 枚, 逆时针螺旋向心发生; 花瓣 3 枚, 呈一轮近同时发生, 未观察到花瓣-雄蕊复合原基; 雄蕊、心皮原基皆轮状向心发生, 最先近同时发生的 6 枚原基全部发育成雄蕊, 随后发生的 6 枚原基早期并无差别, 在发育过程中逐渐出现形态差异, 直至其中 1-4 枚发育成心皮, 其余的发育成雄蕊; 而后的几轮心皮原基 6 枚一轮, 陆续向心相间发生。本文揭示了 3 枚萼片螺旋状的发生方式, 并推测这种螺旋方式是泽泻科植物进化过程中保留下来的较原始的叶性特征, 同时也讨论了雄蕊、心皮共轮现象的进化意义。

**关键词** 宽叶泽苔草; 花原基; 发育; 泽泻科

泽泻科 Alismataceae 是单子叶植物离生心皮类的重要代表类群, 长期以来一直受到植物系统学家的关注。相关研究表明, 泽泻科植物花部结构类型多样: 两性花、杂性花和单性花(包括雌雄同株和雌雄异株)等不同类型在泽泻科中均有代表。该科植物的成熟花部结构按心皮数目和排列方式可分为: 心皮呈单一轮状排列(如泽泻属 *Alisma* L.); 心皮多数、密集排列成头状(如慈姑属 *Sagittaria* L.、刺果泽泻属 *Echinodorus* Rich.)以及以泽苔草属 *Caldesia* Parl. 为代表的心皮 6-20 枚、不规则轮状排列成半球状的过渡类型 3 种基本式样。

2002-05-21 收稿, 2002-07-17 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30070055)(Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30070055)).

\* 通讯作者(Author for correspondence).

自 20 世纪 70 年代以来,一些学者对泽泻科部分代表种花器官的发生和发育进行了观察,并提出该类群花器官发育的基本模式为:三基数,轮状向心发生和发育(Charlton, 1991; Sattler & Singh, 1978; Singh & Sattler, 1972, 1973, 1977)。上述研究主要集中在花部结构具单一轮状排列心皮和聚集成头状心皮两种类型的种类上,而缺乏对以泽苔草属为代表的第三种过渡类型的深入研究。目前关于泽苔草属的研究仍十分有限,除泽苔草 *Caldesia parnassifolia* (Bassi ex Linn.) Parl. 与宽叶泽苔草 *Caldesia grandis* Samuel. 的核型分析结果外(王勇等, 2001; Wang et al., 1994),花器官发生方面仅有对泽苔草的观察研究(王青锋, 陈家宽, 1997)。本文旨在补充和完善这一特殊类群的花器官发生资料,并为深入探讨泽苔草属内各种亲缘关系以及泽泻科植物花部结构变异和分化式样提供参考。

## 1 材料和方法

宽叶泽苔草各时期的花芽于 1999–2001 年取自湖南莽山,部分材料移栽于武汉大学植物系统学与进化生物学研究室网室。FAA 固定材料经过常规乙醇-乙酸异戊脂系列梯度脱水处理,经  $\text{CO}_2$  临界点干燥,用双面胶粘贴于样品台上,喷金处理后在扫描电镜(Hitachi S-800)下完成观察、照相。

## 2 观察结果

### 2.1 成熟花部形态结构

宽叶泽苔草的花均为两性花,整体呈三出辐射对称。萼片 3 枚,绿色;3 枚白色花瓣与之相间排列;雄蕊 8–12 枚,排列成一轮;心皮 10–21 枚,紧密排列于花部中央。

### 2.2 花序的发生

宽叶泽苔草的花序具顶生花,其中整个花序顶端的顶生花先发生,花序枝上的顶生花则在该分枝上最先发生。花序枝的发生顺序为由下至上螺旋发生,但发育成熟后螺旋性不再明显呈轮状(图 1)。

### 2.3 花器官的发生和发育

宽叶泽苔草花器官发生过程中,3 枚萼片呈螺旋状最先发生,且多为逆时针方向(图 2, 3)。接着,3 枚花瓣原基在与花萼原基相间的内侧位置近同时发生(图 3, 4)。雄蕊原基紧接着花瓣原基轮状发生,但并没有观察到花瓣-雄蕊复合原基(即 CA 原基),一轮 6 枚雄蕊在花瓣内侧位置两两对瓣发生,它们同时发生并呈正六边形排列(图 4–6)。紧接着,新一轮 6 枚花器官原基同时发生,与第一轮雄蕊原基相间排列(图 6, 7),该轮原基最初与先发生的 6 枚雄蕊原基并无外形差别,但随着发育的进行,出现以下情况:其中 2–5 枚发育成雄蕊,其余 1–4 枚发育成心皮(也观察到极个别完全发育成 6 枚雄蕊的情况)(图 10–13),且雄蕊、心皮为随机分布。随后,6 枚心皮原基同时发生,位置与首轮雄蕊相对(图 8–10),接下来的心皮原基也以每 6 个一轮,陆续轮状发生(图 10–14)。经过一系列的发生和发育,宽叶泽苔草最终形成 8–12 枚雄蕊,10–21 枚心皮。实验观察中也发现了一些花器官原基数目稀少的情况,通常是在花瓣原基出现后先发生 3 枚雄蕊原基,再于其相间处发生 3 枚花器官原基(既可能发育成雄蕊,也可能发育成心皮)(图 17, 18)。

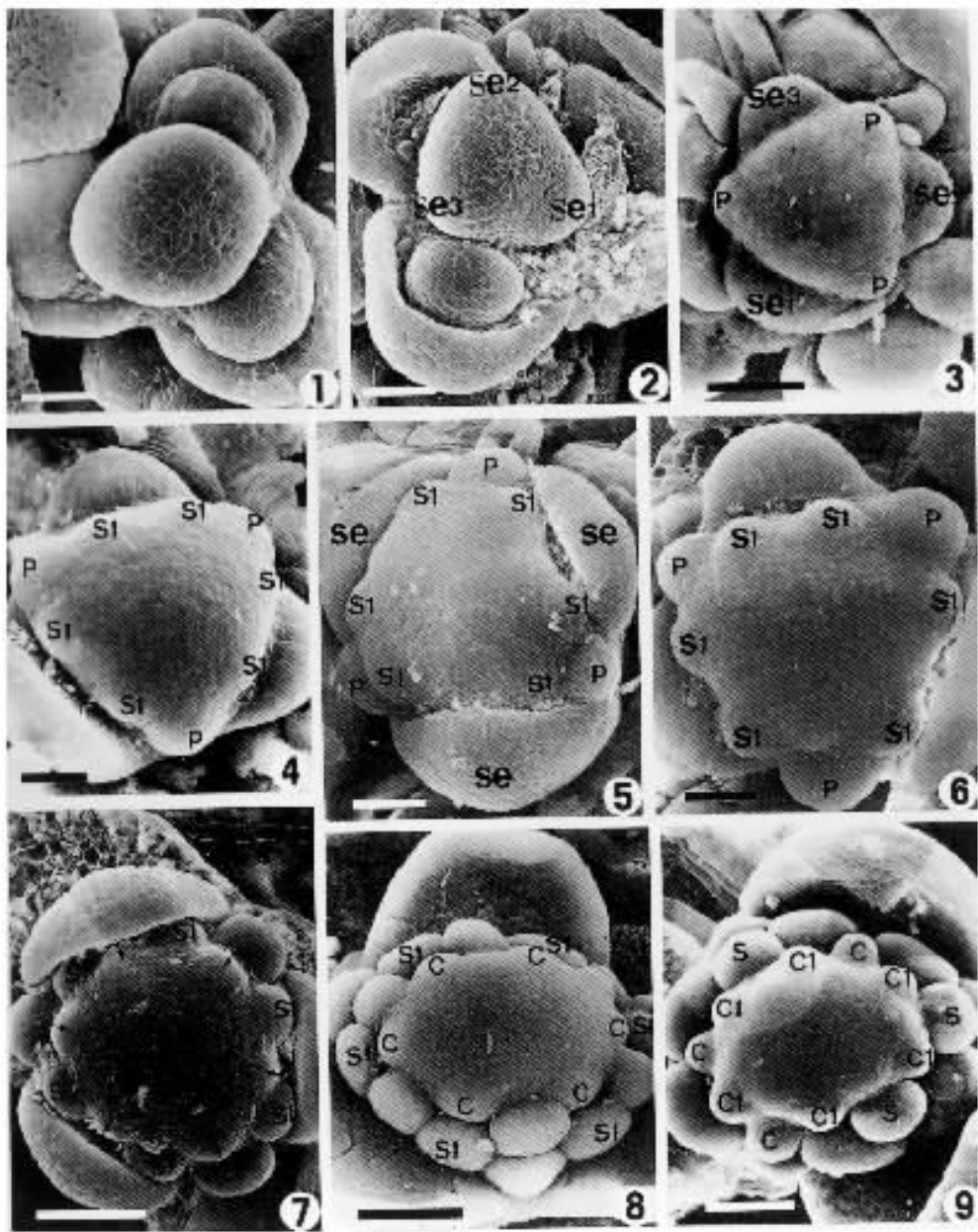


图 1-9 扫描电镜下宽叶泽苔草的花器官发生 1. 示幼嫩花序顶端形态。2. 示花萼原基的发生。3-6. 示花瓣原基的发育和首轮雄蕊原基(S1)的发生。7. 示首轮雄蕊原基发生后的新一轮原基的发生(箭头所指处)。8. 示心皮原基的发生(S1 示首轮雄蕊原基)。9. 示 3 枚雄蕊与 3 枚心皮共轮的情况。c. 心皮原基和心皮;o. 胚珠;p. 花瓣原基和花瓣;s. 雄蕊原基和雄蕊;se. 花萼原基和花萼。

**Figs. 1-9.** SEM photomicrographs of floral organogenesis in *Caldesia grandis*. 1. Apex of young inflorescence. 2. Initiation of sepal primordia. 3-6. The development of petal primordia and initiation of the first whorl of stamen primordia(S1). 7. Six new primordia initiated after the initiation of the first whorl of stamens( arrows indicate the initiation sides ). 8. Initiation of carpel primordia. 9. The situation of three stamens and three carpels in one whorl. c. Carpel primodium and carpel ;o. Ovule ;p. Petal primodium and petal ;s. Stamen primodium and stamen ;se. Sepal primodium and sepal.

1, 2, 4-6, scale bar = 0.05 mm ; 3, scale bar = 0.15 mm ; 7-9, scale bar = 0.10 mm.

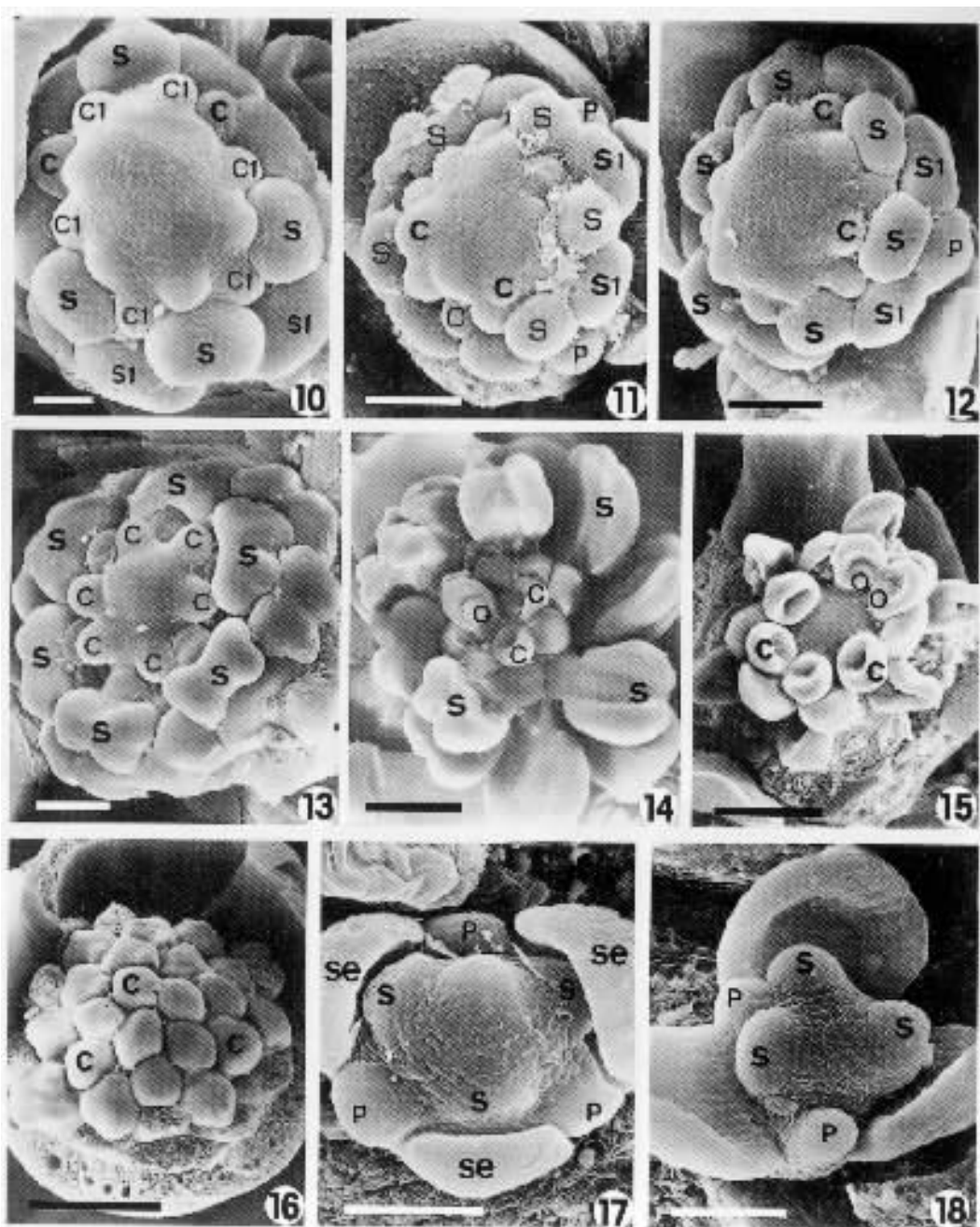


图 10–18 扫描电镜下宽叶泽苔草的花器官发生 10. 示 4 枚雄蕊(S)与 2 枚心皮(C)共轮的情况(C1 示一轮心皮原基)。11. 示 5 枚雄蕊(S)与 1 枚心皮(C')共轮的情况。12, 13. 示 6 枚原基均为雄蕊(S)的情况。14–16. 示雄蕊、心皮原基的后期发育。17, 18. 示发育不良且形似泽苔草的花原基。

**Figs. 10–18.** SEM photomicrographs of floral organogenesis in *Caldesia grandis*. 10. The situation of four stamens (S) and two carpels (C) in one whorl (C1 indicates the following whorl of carpel primordia). 11. The situation of five stamens (S) and one carpel (C') in one whorl. 12, 13. The situation of all six sides occupied by stamens (S). 14–16. The development of stamen and carpel primordia of *Caldesia grandis*. 17, 18. The poor developed floral primordia of *Caldesia grandis*.

10, scale bar = 0.05 mm; 11–13, scale bar = 0.1 mm; 14, 15, scale bar = 0.2 mm; 16, scale bar = 0.5 mm; 17, 18, scale bar = 0.1 mm

### 3 讨 论

#### 3.1 部分花器官具保守性特征

宽叶泽苔草与泽泻科其他植物相同,叶和花被(萼片与花瓣)的发生方式为螺旋状(虽然花瓣的发生不够明显而难以确定),而雄蕊和心皮的发生方式却为轮状,这在一定程度上代表了螺旋状方式向轮状方式的过渡。我们认为螺旋状的发生方式和花器官之间的相间排列是泽泻科植物进化过程中保留下来的叶性特征,这点与泽苔草所反映的性状(王青锋、陈家宽,1997)及 Sattler 和 Singh(1978)对泽泻科植物的描述相一致。

#### 3.2 不存在“花瓣-雄蕊复合原基”

在宽叶泽苔草的花器官发生过程中未出现花瓣-雄蕊复合原基(即 CA 原基),花瓣和雄蕊的发生是非同时且相对独立的,这与 Sattler 和 Singh(1978)的推测不相符合。王青锋和陈家宽(1997)在对泽苔草的观察中也得到了同样结果。故这种复合原基并非泽泻科植物花器官发生过程中共有的发育特征,这也反映出泽泻科植物花部形态发生方式及其形态结构的多样性。

#### 3.3 与泽苔草花器官发生的比较

在对宽叶泽苔草的观察中,发现了部分材料仅具稀少的花原基(主要指雄蕊、心皮数)的现象,这种被视为“发育不良”的花原基却具有与泽苔草早期花原基类似的样式(图 17, 18),即最先发生的外轮雄蕊数目为 3,且呈等边三角形与花瓣原基相间排列。如果依据核型研究的结果(王勇等,2001),宽叶泽苔草是由泽苔草演化而来,其途径可能有二:一种是在发育状况良好时,6 枚一轮的各轮雄蕊、心皮是由原始的两轮 3 数轮在时空受限时压缩而成,一旦花原基发育不良,便显出原始 3 数一轮的状态;另一种是在花器官演化过程中,发生了花器官原基二裂的情况,使花器官数目由一轮 3 枚增加为一轮 6 枚。Hufford(1990)在对 Loasaceae 的研究中曾观察到类似的退返现象,本文的观察结果可以作为他提出的“最早形成的对萼雄蕊在雄蕊群进化过程中发生位置保守”这一观点的例证之一。

#### 3.4 雄蕊、心皮共轮现象与泽苔草属的过渡地位

前文曾提及泽泻科植物的花部结构可按心皮数目和排列方式分为 3 种类型,泽苔草属植物的花为中间过渡类型。值得一提的是,本文观察到在首轮 6 枚雄蕊原基发生后出现的一轮原基存在雄蕊、心皮共轮现象(包括 6 枚全是雄蕊的情况),且该轮在发生初期的形态与之前 6 枚雄蕊原基并无大的差异。Charlton(1991)在对毛茛泽泻属 *Ranalisma* Stapf. (属于头状心皮类群)小毛茛泽泻 *Ranalisma humile* 的研究中也观察到了类似的雄蕊、心皮共轮现象,说明这两个类群在花器官发生上能找到其演化关系的证据。我们认为,雄蕊、心皮共轮的现象反映了雄蕊轮向心皮轮的转化,如果这可认为是一种心皮增多的方式,那么,泽苔草属应放在单一轮状心皮类(如泽泻属)向聚集成头状的多数心皮类(如慈姑属)过渡的位置上。

致谢 本文得到中国科学院植物研究所陈之端先生、肖荫厚先生及杨学健先生的指导和帮助,在此深表感谢。

## 参 考 文 献

- Charlton W A. 1991. Studies in the Alismataceae. IX. Development of the flower in *Ranalisma humile*. Canadian Journal of Botany 69: 2790 – 2796.
- Hufford L D. 1990. Androecial development and the problem of monophyly of Loasaceae. Canadian Journal of Botany 68: 402 – 419.
- Sattler R, Singh V. 1978. Floral organogenesis of *Echinodorus amaronicus* Rataj and floral construction of the Alismatales. Botanical Journal of the Linnean Society 77: 141 – 156.
- Singh V, Sattler R. 1972. Floral development of *Alisma triviale*. Canadian Journal of Botany 50: 619 – 627.
- Singh V, Sattler R. 1973. Nonspiral androecium and gynoecium of *Sagittaria latifolia*. Canadian Journal of Botany 51: 1093 – 1095.
- Singh V, Sattler R. 1977. Development of the inflorescence and flower of *Sagittaria cuneata*. Canadian Journal of Botany 55: 1087 – 1105.
- Wang Q-F (王青锋), Chen J-K (陈家宽). 1997. Floral organogenesis of *Caldesia parnassifolia* (Bassi ex L.) Parl. (Alismataceae). Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 35: 289 – 292.
- Wang Q-F, Chen J-K, Guo Y-H. 1994. Karyotypical and taxonomical studies on Alismataceae from China. In: Ryuso Tanaka ed. Plant Chromosome Research 1992: Proceedings of the Second Sino-Japanese Symposium of Plant Chromosomes. Beijing: International Academic Publishers. 359 – 365.
- Wang Y (王勇), Wang Q-F (王青锋), Gituru W R, Guo Y-H (郭友好). 2001. Karyotypical studies on *Caldesia grandis* Samuelsson, a rare and endangered marsh plant in China. Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物学研究) 19: 187 – 190.